การมองเห็นสีในปศุสัตว์

Colour Vision in Livestock

พิพัฒน์ สมภาร[1]

บทคัดย่อ

แสงเป็นคลื่นแม่เหล็กไฟฟ้าในช่วงคลื่นที่ตามนุษย์มองเห็นมีความยาวคลื่นอยู่ในช่วง 400 (สีม่วง) ถึง 700 (สีแดง) นาโนเมตรเมื่อแสงตกกระทบบนวัตถุสามารถเกิดการดูดกลืนสะท้อนและส่องผ่านการมองเห็นสีต่าง ๆ เกิดขึ้นจากวัตถุแต่ละชนิดมีคุณสมบัติทางฟิสิกส์ดังกล่าวแตกต่างกัน การวัดความสามารถในการมองเห็นสีของสัตว์แบ่งเป็น 3 วิธีหลัก ได้แก่ วิธีการทางพฤติกรรมวิทยา วิธีการทางชีวฟิสิกส์ และวิธีการทางชีวโมเลกุลปศุสัตว์เกือบทุกชนิดมีความสามารถในการแยกแยะสีเช่นเดียวกับคนตาบอดเอกรงค์ ยกเว้นสัตว์ปีก ซึ่งนอกจากจะสามารถแยกแยะได้ทุกสีเช่นเดียวกับคนที่มองเห็นสีปกติแล้ว ยังสามารถรับรู้รังสีอัลตราไวโอเลตได้ด้วย การมองเห็นสีเป็นวิวัฒนาการที่ช่วยให้สัตว์สามารถปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมได้อย่างเหมาะสม โดยเฉพาะอย่างยิ่งการหาอาหาร หลบหนีศัตรูและหาคู่ผสมพันธุ์ ถึงแม้ว่าในปัจจุบันมนุษย์ซึ่งมองเห็นทุกสีจะจัดเตรียมทรัพยากรทุกอย่างให้กับปศุสัตว์ อย่างไรก็ตามความเข้าใจเกี่ยวกับการมองเห็นสีสามารถช่วยให้การจัดการฟาร์มปศุสัตว์มีประสิทธิภาพมากขึ้น รวมทั้งช่วยส่งเสริมให้สัตว์มีคุณภาพชีวิตและสวัสดิภาพดีขึ้นด้วย

คำสำคัญ: ปศุสัตว์, การมองเห็นสี

Abstract

Light is electromagnetic radiation within the range 400 nm for the color violet up to 700 nm for the color red. When light reaches an object, it can be absorbed, reflected or transmitted through the object. Thus the colour of objects is dependent upon differences in their physical properties. The assessment of colour discrimination is determined by three techniques including ethological methods, biophysical methodsand molecular biological methods. Most farm animals are dichromats, with the exception of birds. In addition to visible spectra, birds' eyes are also sensitive to ultraviolet rays. Colour vision has profound effects on the evolution of organisms by affecting survival, through such behaviors as foraging, predator avoidance and mating. At present, resources for farm animals are provided by humans, who are mainly trichromatic. Thus a better understanding of farm animal colour vision could be used to enhance farm management and hence be beneficial to their quality of life and welfare.

Keywords: Livestock, colour vision

คำนำ

การมองเห็นเป็นการรับรู้วิธีหนึ่งที่สัตว์ใช้สร้างสารสนเทศเพื่อความอยู่รอดและดำรงเผ่าพันธุ์ สัตว์อาจใช้สารสนเทศดังกล่าวช่วยค้นหาอาหาร หลบหนีศัตรูหรือหาคู่ผสมพันธุ์ ตามทฤษฎีคัดสรรโดยธรรมชาติ (natural selection) ได้กล่าวไว้ว่าลักษณะปรากฏที่คงอยู่ของสัตว์แต่ละชนิดมีความสำคัญต่อการอยู่รอดของสัตว์ชนิดนั้น

[1]ภาควิชาเทคโนโลยีการเกษตร คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ศูนย์รังสิต ตำบลคลองหนึ่ง อำเภอคลองหลวง ปทุมธานี 12120

[1] Department of Agricultural Technology, Faculty of Science and Technology, Thammasat University, Rangsit Campus, TambonKlongNueng, AmphurKlongLuang, Pathumthani 12120

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้

เช่นเดียวกับที่ยีราฟมีคอยาวช่วยให้มันสามารถหาอาหาร (กิ่งไม้สูง) ได้อย่างมีประสิทธิภาพ วิวัฒนาการของการมองเห็นที่แตกต่างกันของสัตว์แต่ละชนิดซึ่งถูกกำหนดโดยชนิดของอาหารและสภาพแวดล้อมที่สัตว์อาศัยย่อมช่วยให้มันสามารถดำรงชีพอยู่ในสภาพแวดล้อมนั้นได้อย่างเหมาะสมถึงแม้ว่าองค์ความรู้เกี่ยวกับการมองเห็นของสัตว์จะมีการศึกษากันอย่างกว้างขวาง แต่นักพฤติกรรมวิทยามักถูกถามบ่อย ๆ ว่า*"สัตว์มองเห็นสีหรือไม่?"*คำตอบคือใช่และคำถามที่ตามมาคือ *"หากสัตว์มองเห็นสี สารสนเทศที่สัตว์ได้รับจะเหมือนกับมนุษย์หรือไม่?"* บทความนี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อนำเสนอความสามารถมองเห็นสีของสัตว์วิธีการทดสอบการมองเห็นสี รวมทั้งการนำความรู้ด้านการมองเห็นสีไปประยุกต์ใช้ในการเลี้ยงสัตว์ โดยเน้นเฉพาะสัตว์ที่เลี้ยงไว้เพื่อการบริโภคเป็นหลัก

แสง สีและการมองเห็น

มนุษย์และสัตว์มองเห็นสีได้อย่างไรก่อนที่จะตอบคำถามดังกล่าวได้ จำเป็นต้องเข้าใจนิยามดังต่อไปนี้

1. แสงและสี

กฎการกระจัดของวีน (Wien's displacement Law) กล่าวว่าพื้นผิวที่มีอุณหภูมิสูงกว่า -273 องศาเซลเซียส หรือ 0 เคลวินจะแผ่รังสีออกมาโดยมีความยาวคลื่นที่แผ่ออกมาเข้มข้นสูงสุด (l_{max}) แปรผกผันกับอุณหภูมิของพื้นผิวนั้น กล่าวคือวัตถุที่มีอุณหภูมิสูง จะแผ่รังสีเข้มสูงสุดในช่วงคลื่นสั้น ส่วนวัตถุที่มีอุณหภูมิต่ำจะแผ่รังสีเข้มสูงสุดในช่วงคลื่นยาว ยกตัวอย่าง ดวงอาทิตย์ (6,000 เคลวิน) จะแผ่รังสีออกมาโดยมีช่วงคลื่นเข้มสูงสุดประมาณ 480 นาโนเมตร ส่วนสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (300 เคลวิน) จะแผ่รังสีออกมาโดยมีช่วงคลื่นเข้มสูงสุดประมาณ 10 ไมโครเมตร (Rosenberg *et al*., 1983) จากกฎดังกล่าวชี้ให้เห็นว่าวัตถุบนโลกที่สามารถแผ่รังสีในช่วงคลื่นที่ตามนุษย์มองเห็นได้ (visible spectrum) หรืออยู่ในช่วง 400-700 นาโนเมตรจะต้องมีอุณหภูมิพื้นผิวสูงมาก อาทิ เปลวเทียนไขมีอุณหภูมิประมาณ 600-1,000 องศาเซลเซียส ฉะนั้นสิ่งมีชีวิตเกือบทุกชนิดจึงไม่สามารถแผ่รังสีในช่วงคลื่นดังกล่าวได้ยกเว้นในสิ่งมีชีวิตบางชนิดที่สามารถแผ่รังสีออกมาในช่วงคลื่นที่ตามนุษย์มองเห็นได้โดยอาศัยการเปลี่ยนแปลงทางเคมีภายในร่างกาย เรียกว่าการเรืองแสงทางชีวภาพ (bioluminescence) ยกตัวอย่าง สิ่งมีชีวิตที่อยู่ในท้องทะเลลึกและแมลงบนบกบางชนิด (Herring, 1996)

ดวงอาทิตย์เป็นแหล่งพลังงานหลักของสิ่งมีชีวิตบนโลก การเปลี่ยนแปลงพลังงานของอะตอมและโมเลกุลทำให้ดวงอาทิตย์แผ่รังสีแม่เหล็กไฟฟ้าออกมาหลายช่วงคลื่น แต่มีความเข้มสูงสุดในช่วงคลื่นที่ตามนุษย์มองเห็นดังที่ได้กล่าวมาแล้วข้างต้น ซึ่งต่อไปจะเรียกช่วงคลื่นที่ตามนุษย์มองเห็นว่าแสง (light) มนุษย์มองเห็นแสงจากดวงอาทิตย์เป็นสีขาว แต่ Sir Isaac Newton นักฟิสิกส์ชาวอังกฤษได้แสดงให้เห็นว่าแสงสีขาวนั้นประกอบด้วยสีที่แตกต่างกัน 7 สีหลัก (แดง เหลือง ส้ม เขียว น้ำเงิน คราม และม่วง) ซึ่งการมองเห็นวัตถุมีสีแตกต่างกันเกิดจากการที่วัตถุมีคุณสมบัติสะท้อนแสงแตกต่างกัน นั้นหมายความว่าเมื่อแสงตกกระทบบนใบไม้สีเขียว ใบไม้จะดูดกลืนแสงไว้ได้เกือบทั้งหมด ยกเว้นช่วงคลื่นสีเขียว (550 นาโนเมตร) ที่ถูกสะท้อนออกมา ในขณะที่กระดาษสีขาวจะสะท้อนแสงออกมาทุกช่วงคลื่น ดังนั้นมนุษย์จึงเห็นใบไม้มีสีเขียวและกระดาษมีสีขาวนั่นเอง

ช่วงคลื่นที่ตามนุษย์มองเห็นมิได้หมายความว่าสิ่งมีชีวิตชนิดอื่นสามารถรับรู้หรือมองเห็นได้เหมือนมนุษย์ทุกประการ สัตว์บางชนิดสามารถรับรู้ช่วงคลื่นที่ตามนุษย์มองไม่เห็น ยกตัวอย่าง นกและแมลงบางชนิดสามารถมองเห็นช่วงคลื่นอัลตราไวโอเลต (<400 นาโนเมตร) หรืองูบางชนิดสามารถมองเห็นช่วงคลื่นอินฟราเรด (>700 นาโนเมตร) ดังนั้นการมองเห็นจึงขึ้นกับลักษณะทางสรีรวิทยาของสิ่งมีชีวิตนั้นอีกนัยหนึ่งคือสีที่มนุษย์หรือสัตว์มองเห็นมิใช่คุณสมบัติของแสงหรือวัตถุ แต่เป็นการรับรู้ที่เกิดขึ้นภายในสมอง อย่างไรก็ตามเพื่อให้ง่ายต่อความเข้าใจบทความนี้จะเปรียบเทียบความสามารถในการมองเห็นสีของสัตว์บนพื้นฐานการรับรู้สีของมนุษย์ (Snowden *et al*., 2012)

2. การมองเห็น

สัตว์มีกระดูกสันหลังรับรู้แสงโดยอาศัยจอตา (retina) ซึ่งเป็นชั้นของเซลล์ที่อยู่ด้านหลังของลูกตา จอตาประกอบด้วยเซลล์รับภาพ 2 ชนิดคือเซลล์รูปกรวย (cone) และเซลล์รูปแท่ง (rod) เซลล์รูปแท่งช่วยให้สัตว์มองเห็น

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้

ในที่มีแสงสลัวหรือในเวลากลางคืน ในขณะที่เซลล์รูปกรวยทำให้สัตว์สามารถแยกแยะความแตกต่างของสีในขณะที่มีแสงสว่างได้ ภายในเซลล์รูปกรวยของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเกือบทุกสปีชีส์มีสารรับสี (photopigment) ที่แตกต่างกันอย่างน้อย 2 ชนิด แต่ละชนิดไวต่อแสงที่ความยาวคลื่นต่างกัน สำหรับมนุษย์ที่มองเห็นสีเป็นปกติจะมีเซลล์รูปกรวย 3 ชนิด ประกอบด้วยเซลล์ที่ไวต่อแสงความยาวคลื่นประมาณ 420 (สีน้ำเงิน) 530 (สีเขียว) และ 560 (สีแดง) นาโนเมตรตามลำดับ บางตำราอาจเรียกว่าเซลล์ที่ไวสูงสุดต่อแสงความยาวคลื่นสั้น (Short-wavelength sensitive, SWS) ปานกลาง (MWS) และยาว (LWS) ตามลำดับซึ่งทั้ง 3 กลุ่มสีเรียกว่าสีปฐมภูมิ (primary colour) (Snowden *et al*., 2012)

การทดสอบการมองเห็นสี

ถึงแม้ว่าการมองเห็นสีจะสำคัญต่อการมีชีวิตรอดโดยเฉพาะอย่างยิ่งสัตว์ที่ดำรงชีวิตอยู่ในธรรมชาติ รวมทั้งบรรพบุรุษของมนุษย์แต่ความก้าวหน้าทางเทคโนโลยีทำให้วิถีชีวิตของมนุษย์เปลี่ยนจากอดีตที่เคยใช้ชีวิตโดยอาศัยการล่าสัตว์เป็นอาหาร เป็นการอาศัยอยู่ในสังคมเมืองที่ปราศจากศัตรูและผู้ล่า ไม่บ่อยครั้งนักที่เราจำเป็นต้องทดสอบความสามารถในการมองเห็นสี เช่น การขอมีใบขับขี่ยานพาหนะ การรับเข้าศึกษาหรือทำงานในบางสาขาวิชา หากมีความบกพร่องในการมองเห็นสี การทำกิจกรรมดังกล่าว อาจก่อให้เกิดความเสียหายหรือรุนแรงถึงขั้นเสียชีวิตได้ ในขณะที่อีกหลายคนไม่เคยทดสอบความสามารถในการมองเห็นสีเลยตลอดชั่วชีวิตการทดสอบการมองเห็นสีในมนุษย์ทำได้ง่ายกว่าในสัตว์โดยทั่วไปใช้การทดสอบเฉพาะร่วมกับการสัมภาษณ์ วิธีที่นิยมมากที่สุดคือการใช้แผ่นสีทดสอบ (printed pseudoisochromatic plate) ยกตัวอย่าง แผ่นทดสอบสีของ Ishihara ซึ่งเป็นชุดของภาพสีที่สร้างขึ้นจากจุดสีต่าง ๆ แต่ละภาพประกอบด้วยจุดสีที่เรียงกันเป็นตัวเลข ซึ่งมีสีแตกต่างจากจุดสีพื้นหลัง คนที่มีการมองเห็นสีปกติเท่านั้นจึงจะเห็นเลขเหล่านี้ได้ถูกต้อง ชุดทดสอบดังกล่าวมีข้อจำกัดที่สามารถทดสอบความบกพร่องของการมองเห็นสีบางประเภทเท่านั้นและเหมาะสำหรับคนที่เข้าใจตัวเลข ตัวอักษร รูปร่างเรขาคณิตและเส้นที่ขดไปมา อย่างไรก็ตามการทดสอบดังกล่าวสามารถนำไปประยุกต์ใช้กับไพรเมตชั้นสูง อาทิ ลิงชิมแปนซี (*Pan troglodytes*) ได้เช่นกัน (Saito *et al*., 2003)

สำหรับในสัตว์มีวิธีการทดสอบการมองเห็นสีที่แตกต่างไปจากมนุษย์ เนื่องจากสัตว์ไม่สามารถสื่อสารกับมนุษย์ได้โดยตรง การทดสอบแบ่งกว้าง ๆ ออกเป็น 3 วิธี หลักได้แก่ วิธีแรกเป็นวิธีการทางจิตวิทยาหรือพฤติกรรมวิทยาโดยอาศัยการฝึกสัตว์เพื่อให้ทำงานอย่างใดอย่างหนึ่ง แต่งานนั้นต้องอยู่ในขอบเขตที่สัตว์สปีชีส์นั้นสามารถทำให้บรรลุวัตถุประสงค์ได้ ยกตัวอย่าง ศาสตราจารย์ Gerald H. Jacobs แห่งมหาวิทยาลัยแคลิฟอร์เนีย สหรัฐอเมริกา ฝึกสุนัขให้ตอบสนองต่อไฟสีที่แสดงบนช่องแสดงผล 3 ช่อง (Figure1) การทดสอบแต่ละครั้งจะกำหนดให้ช่องแสดงผล 2 ช่องแสดงสีเดียวกัน ส่วนช่องที่ 3 แสดงสีแตกต่างกัน โดยปรับให้ทั้ง 3 ช่องมีความสว่างเท่ากัน สุนัขถูกฝึกให้ใช้จมูกกดลงบนช่องแสดงผลที่แสดงสีแตกต่างกัน หากสุนัขเลือกกดบนช่องแสดงผลได้ถูกต้อง (สีต่างกัน) จะได้รับอาหารเป็นรางวัล แต่หากเลือกไม่ถูกต้อง (สีเหมือนกัน) จะไม่ได้รับอาหาร (Neitz *et al*., 1989)

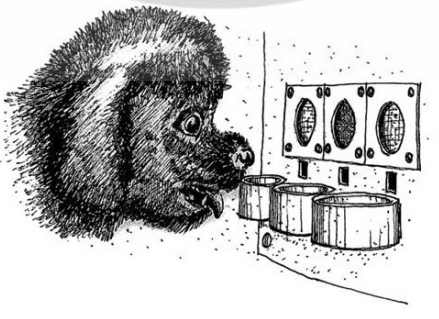

Figure 1 Behavioural test for colour vision in the dog. The dog must press the odd-coloured disc (upper) with its nose to receive a food reward (lower). (Original photo for this drawing, courtesy of Professor Gerald H. Jacobs, Department of Psychological & Brain Sciences, University of California, Santa Barbara)

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้

วิธีที่สองคือวิธีการทางชีวฟิสิกส์ เช่น การวัดคลื่นไฟฟ้าจอตา (electroretinogram, ERG) เป็นการบันทึกการตอบสนองของคลื่นไฟฟ้าของตาต่อการกระพริบของแสงที่ถูกสร้างขึ้นจาก Ganzfeld stimulator การตอบสนองดังกล่าวจะถูกบันทึกด้วยอิเล็กโทรดขนาดเล็กซึ่งวางไว้บนผิวของตา ERG ถูกสร้างขึ้นจากการทำงานของตัวรับแสงในจอตา ขั้นตอนการทดสอบการมองเห็นสีประกอบด้วยการปล่อยแสงสีจากแหล่งกำเหนิด 2 แหล่ง แสงจากแหล่งแรกจะถูกส่องเข้าไปในตาโดยมีความถี่ที่จำเพาะ และแสงอีกแหล่งหนึ่งจะถูกส่องเข้าไปในตาโดยมีความถี่ต่าง ๆ กันตลอดการทดสอบ การตอบสนองจึงขึ้นอยู่กับการทำงานของเซลล์รูปแท่งและรูปกรวยชนิดต่าง ๆ ภายในจอตา วิธีนี้ต้องให้ยาซึมหรือยาสลบกับสัตว์เพื่อง่ายต่อการทดสอบ อีกวิธีหนึ่งคือการวัดคุณสมบัติการดูดกลืนแสงของเซลล์รับแสง (microspectrophotometry, MSP) มีหลักการคล้ายกับ ERG แต่ใช้การวัดคลื่นแสงที่สะท้อนกลับมาแทนคลื่นไฟฟ้า วิธีนี้จำเป็นต้องเก็บเนื้อเยื่อตาจากสัตว์ที่เสียชีวิต จึงนิยมใช้กับสัตว์ชั้นต่ำ เช่น ปลา กบและกุ้ง ฯลฯ (Kelber*et al*., 2003) มากกว่าสัตว์ชั้นสูง

วิธีที่สามเป็นวิธีการทางชีวโมเลกุลแบ่งออกเป็น 2 วิธีย่อยคือ วิธีย่อยที่ 1 ใช้เทคนิคการย้อมสีทางอิมมูโนเคมี (immunohistochemistry) โดยตัดเนื้อเยื่อตามาย้อมสีนักวิจัยสามารถตรวจสอบชนิดของเซลล์รูปกรวยได้ทันทีจากความแตกต่างของการติดสีย้อมแต่ด้วยข้อจำกัดทางจรรยาบรรณของการวิจัยในสัตว์จึงจำเป็นต้องเก็บเนื้อเยื่อตาจากสัตว์ที่เสียชีวิตแล้วเท่านั้น (Amann *et al*., 2012) ส่วนวิธีย่อยที่ 2 ใช้เทคนิคการตรวจสอบดีเอ็นเอ ดังที่กล่าวมาข้างต้นว่าภายในเซลล์รูปกรวยแต่ละชนิดจะมีการสังเคราะห์สารสีรับแสงที่แตกต่างกันทำให้ตัวรับแสง (photoreceptor) มีความสามารถในการดูดกลืนแสงในช่วงคลื่นที่แตกต่างกัน สารสีรับแสงเป็นตัวรับรู้โปรตีนจี (G-protein receptor) ซึ่งประกอบด้วยสารโปรตีนที่ไม่ละลายน้ำหรือเรียกว่าออปซิน (opsin) การดูดกลืนโปรตอนจากแสงจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบภายในเซลล์การตอบสนองต่อความยาวคลื่นแสงที่แตกต่างกันถูกควบคุมโดยปฏิสัมพันธ์ของกรดอะมิโนที่อยู่ในตำแหน่งคีย์ของออปซินที่มีโครโมฟอร์ (chromophore) ยกตัวอย่างกรดอะมิโนในตำแหน่ง 180, 277 และ 285 ถูกจัดเรียงให้อยู่ในตำแหน่งที่มีปฏิสัมพันธ์และก่อให้เกิดการสร้างสารสีแดงและสีเขียว ซึ่งดูดกลืนแสงสูงสุดที่มีความยาวคลื่นแตกต่างกันประมาณ 30 นาโนเมตร ความแตกต่างของกรดอะมิโนที่ตำแหน่ง 277 และ 285 เป็นสาเหตุหลักที่ทำให้เกิดความแตกต่างของความยาวคลื่นแสงสูงสุดที่ถูกดูดกลืนระหว่างสารสีแดงและสารสีเขียว (Deeb, 2005) ดังนั้นในเบื้องต้นนักวิจัยจำเป็นต้องสังเคราะห์ดีเอ็นเอของออปซิน (opsincDNA) จากจอตาหรือดวงตาของสัตว์ด้วยวิธีรีเวอร์สทรานสคริปเตส โพลีเมอเรส เชนรีแอ็กชั่น จากนั้นจึงนำดีเอ็นเอไปทำปฏิกริยากับ 11-*cis*-retinal ในที่มืด เมื่อได้สารสีรับแสงที่บริสุทธิ์จึงนำไปวัดค่าการดูดกลืนแสงด้วยเครื่อง spectrophotometer และนำค่าความไวสูงสุดต่อความยาวคลื่น (λ_{max}) ที่วัดได้ของสารสีรับแสงแต่ละชนิดไปหาความสัมพันธ์กับลำดับของกรดอะมิโนในตำแหน่งคีย์ของยีนออปซิน (Yokoyama, 2002) เมื่อทราบความสัมพันธ์ดังกล่าวแล้วในภายหลังนักวิจัยสามารถเก็บดีเอ็นเอจากตัวอย่างแหล่งอื่น ๆ ของสัตว์ที่ไม่รบกวนการใช้ชีวิตปกติของสัตว์ (non-invasive sample collection) แล้วนำมาตรวจสอบลำดับของกรดอะมิโนเพื่อระบุรูปแบบของการมองเห็นสีของสัตว์ตัวนั้นได้ทันทียกตัวอย่าง Melin *et al*. (2008) ศึกษาการมองเห็นสีของลิงคาปูชินหน้าขาว (*Cebuscapucinus*) ในอุทยานแห่งชาติ Santa Rosa ประเทศคอสตาริกา โดยเก็บตัวอย่างดีเอ็นเอจากอุจจาระพบว่าการมองเห็นสีในประชากรลิงมีความหลากหลาย (polymorphism) ต่างจากประชากรมนุษย์ส่วนใหญ่ซึ่งมีรูปแบบการมองเห็นสีเหมือนกันอย่างไรก็ตามการทดสอบความไวต่อคลื่นแสง นอกจากจะใช้เทคนิคการวัดคุณสมบัติการดูดกลืนแสงแล้ว นักวิจัยอาจใช้การวัดคลื่นไฟฟ้าจอตาหรือวิธีการทางพฤติกรรมวิทยาได้เช่นกัน

รูปแบบของการมองเห็นสี

โดยอาศัยพื้นฐานของการมองเห็นสีของมนุษย์ สามารถแบ่งการมองเห็นสีของสัตว์ออกเป็น 3 กลุ่ม ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับจำนวนกลุ่มสีที่ตามองเห็น (Snowden *et al*., 2012) โดยเรียงลำดับความสามารถในการแยกแยะสีจากน้อยไปหามาก ดังนี้

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้

1. ตาบอดทุกสีหรือการมองเห็นไร้สี (monochromat) คนหรือสัตว์ในกลุ่มนี้จะไม่สามารถแยกแยะสีได้ มองเห็นทุกสิ่งอยู่ในระดับคล้ำสีเดียว (shade) แต่ยังสามารถใช้ความแตกต่างของระดับความมืด-สว่างแยกแยะวัตถุได้ หรือใกล้เคียงกับการชมภาพยนต์หรือภาพจากโทรทัศน์ขาว-ดำ หรือประมาณ 100 สี

2. ตาบอดเอกรงค์ (dichromat) คนหรือสัตว์ในกลุ่มนี้มีเซลล์รูปกรวย 2 ชนิด มองเห็นสีได้ประมาณ 10,000 สีสามารถแบ่งออกเป็น 3 กลุ่มย่อย ได้แก่ (1) ตาบอดสีแดง (protanopia) คนหรือสัตว์ในกลุ่มย่อยนี้ไม่มีเซลล์ที่ไวต่อแสงความยาวคลื่นยาว จึงไม่สามารถแยกสีเขียว-เหลือง-แดงออกจากกันได้ (2) ตาบอดสีเขียว (deuteranopia) คนหรือสัตว์ในกลุ่มย่อยนี้ไม่มีเซลล์ที่ไวต่อแสงความยาวคลื่นปานกลาง จึงไม่สามารถแยกสีเขียว-เหลือง-แดงออกจากกันได้ และ (3) ตาบอดสีน้ำเงิน (tritanopia) คนหรือสัตว์ในกลุ่มย่อยนี้ไม่มีเซลล์ที่ไวต่อแสงความยาวคลื่นสั้น จึงมีปัญหาในการมองเห็นสีฟ้า คราม และม่วง ไม่สามารถแยกสีเหลืองจากสีขาวได้

3. ตามองเห็นทุกสี (trichromat) คนหรือสัตว์ในกลุ่มนี้มีเซลล์ที่ไวต่อแสงครบทั้งสามช่วงคลื่น มองเห็นสีได้ประมาณ 1 ล้านสี สามารถแยกแยะได้ทุกสี อย่างไรก็ตามยังมีคนหรือสัตว์บางกลุ่มที่สามารถรับรู้แสงทั้งสามช่วงคลื่น แต่เห็นสีบางสีแตกต่างจากคนเห็นสีปกติ คนหรือสัตว์ในกลุ่มนี้เรียกว่า anomalous trichromacy

สำหรับการมองเห็นสีแบบตาบอดเอกรงค์ ตาบอดทุกสี และ anomalous trichromacy จัดเป็นความบกพร่องของการมองเห็นสีในมนุษย์ เนื่องจากมนุษย์ส่วนใหญ่ (>90เปอร์เซ็นต์) มองเห็นทุกสี ในขณะที่ความบกพร่องดังกล่าวอาจถือว่าเป็นการมองเห็นสีปกติของสัตว์หลายชนิด ยกตัวอย่าง สิงโตทะเล วอรัส โลมา วาฬ (Hunt *et al*., 2009) และลิง นกฮูก (อันดับ Aotus) จัดเป็นพวกตาบอดทุกสี (Jacobs *et al*., 1993) หรือสัตว์เลี้ยงด้วยนมส่วนใหญ่จัดเป็นพวกตาบอดเอกรงค์ นอกจากนี้ยังมีสัตว์บางชนิดที่มีการมองเห็นสีทั้งแบบมองเห็นทุกสีและตาบอดเอกรงค์รวมอยู่ในประชากรเดียวกัน(Snowden *et al*., 2012)

การมองเห็นสีในปศุสัตว์

1. สัตว์กีบ

สัตว์กีบที่มนุษย์นิยมเลี้ยงไว้เพื่อบริโภค ได้แก่ โค กระบือ แพะ แกะและสุกรในหนังสือหรือตำราเก่า ๆ มักอธิบายว่าสัตว์เหล่านี้มีการมองเห็นที่ดี แต่ข้อสรุปนี้เป็นการกล่าวอ้างบนพื้นฐานของการสังเกตมากกว่าการทดสอบความสามารถในการมองเห็นโดยตรง ความก้าวหน้าทางเทคโนโลยีในปัจจุบันช่วยให้นักวิจัยได้ข้อมูลเกี่ยวกับการมองเห็นสีของสัตว์ที่ละเอียดและถูกต้องมากขึ้น จากการศึกษาของศาสตราจารย์ Gerald H. Jacobs *et al*. (1998) โดยใช้เทคนิค ERG พบว่าเซลล์รูปกรวยภายในตาของโค แพะ แกะ สุกรและกวางตอบสนองต่อแสงที่ความยาวคลื่นสั้นและคลื่นปานกลาง/ยาวสูงสุดประมาณ 440-456 และ 536-557 นาโนเมตรตามลำดับ (Table1) สอดคล้องกับงานวิจัยของ Amann *et al*. (2012) ซึ่งใช้เทคนิคการย้อมสีทางอิมมูโนเคมีพบว่าโค แกะและสุกรมีการมองเห็นแบบตาบอดเอกรงค์ ศาสตราจารย์ Phillips and Lomas (2001) ใช้เทคนิคทางพฤติกรรมวิทยาทดสอบการมองเห็นสี พบว่าโคนมสามารถแยกแยะสีแดงจากสีน้ำเงินและสีเขียวได้ดี แต่ไม่สามารถแยกสีน้ำเงินกับสีเขียวได้ สำหรับกระบือ พิพัฒน์และคณะ (2556) ใช้เทคนิคทางพฤติกรรมวิทยาทดสอบการมองเห็นสีของกระบือปลักเพศเมียพบว่ากระบือสามารถแยกสีแดง (688 นาโนเมตร) และเหลือง (580 นาโนเมตร) จากสีเทาได้ดี แต่การแยกสีเขียวเข้ม (513 นาโนเมตร) สีน้ำเงิน (453 นาโนเมตร) และสีม่วง (445 นาโนเมตร) จากสีเทาทำได้ค่อนข้างยากและในสุกร นักวิจัยชาวญี่ปุ่นใช้เทคนิค Y-maze ทดสอบการแยกแยะสีของลูกสุกรหย่านมอายุ 21-42 วัน พบว่าลูกสุกรสามารถแยกสีฟ้าจากสีเขียวและสีฟ้าจากสีแดง แต่ไม่สามารถแยกสีแดงจากสีเขียวได้ (Tanida *et al*., 1991) จากที่กล่าวมาทั้งหมดแสดงให้เห็นว่าการมองเห็นสีของสัตว์กีบเป็นแบบตาบอดเอกรงค์เช่นเดียวกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมทั่วไป

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้

Table 1 ERG estimates of the spectral peaks (in nm) of cones in ungulates

Species	S-Cone	M/L-Cone
Cow	451	555
Sheep	445	552
Goat	443	553
Pig	441	557
Fallow deer	454	542
White-tailed deer	456	537

Source :Jacobs *et al*. (1998)

2. สัตว์ปีก

จอตาของสัตว์ปีกมีเซลล์รูปกรวย 5 ชนิด แบ่งออกเป็นเซลล์เดี่ยว 4 ชนิดและเซลล์คู่ 1 ชนิด โดยเซลล์เดี่ยวประกอบด้วยเซลล์ที่ไวต่อแสงความยาวคลื่นสั้น ปานกลาง ยาวและรังสีอัลตราไวโอเลตตามลำดับ ความไวต่อช่วงคลื่นแม่เหล็กไฟฟ้าของเซลล์รูปกรวยแต่ละชนิดจะแตกต่างไปจากสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เนื่องจากส่วนปลายของเซลล์รูปกรวยมีหยดสีน้ำมัน (oil droplet) ทำหน้าที่กรองแสงที่เดินทางเข้ามาภายในตา จำนวนเซลล์คู่จะมีประมาณครึ่งหนึ่งของเซลล์รูปกรวยทั้งหมด เซลล์ดังกล่าวมีลักษณะคล้ายเซลล์รูปกรวยที่ไวต่อแสงความยาวคลื่นยาว แตกต่างกันที่ลักษณะของหยดน้ำมันสี ทำให้เซลล์คู่ไวต่อแสงที่ช่วงคลื่นกว้างกว่าเซลล์เดี่ยว (Bowmaker *et al*., 1997) ในช่วง 15 ปีที่ผ่านมาการศึกษาความสามารถในการมองเห็นรังสีอัลตราไวโอเลต (320-400 นาโนเมตร) ของสัตว์ปีกได้รับความสนใจจากนักวิจัยมากขึ้นเรื่อย ๆ โดยพบว่าสัตว์ปีกใช้การรับรู้รังสีอัลตราไวโอเลตเพื่อเลือกคู่ผสมพันธุ์และค้นหาอาหาร (Anderssonand Amundsen, 1997) สำหรับไก่บ้าน (*Gallus gallusdomesticus*) มีรายงานว่าเซลล์รูปกรวยเดี่ยวดูดกลืนแสงสูงสุดที่ความยาวคลื่นเท่ากับ 419, 455, 508 และ 570 ตามลำดับ (Hart, 2001) Jane and Bowmaker (1988) ใช้เทคนิค MSP ตรวจสอบสารสีรับแสงในเซลล์รูปกรวยของเป็ด (*Anasplatyrhynchos* L.) พบว่าเซลล์รูปกรวยเดี่ยวดูดกลืนแสงสูงสุดที่ความยาวคลื่นเท่ากับ 420, 452, 502 และ 570 นาโนเมตร ตามลำดับ ข้อมูลเหล่านี้แสดงให้เห็นว่านอกจากสัตว์ปีกจะสามารถมองเห็นสีใกล้เคียงกับมนุษย์แล้วยังมองเห็นรังสีอัลตราไวโอเลตด้วย ดังนั้นจึงจัดอยู่ในกลุ่มมองเห็นทุกสีแบบพิเศษ (tetrachromat)

การประยุกต์ใช้ความรู้เกี่ยวกับมองเห็นสี

การมองเห็นสีในธรรมชาติก่อให้เกิดประโยชน์กับสัตว์โดยตรงหลายประการ เช่น การมองเห็นสีผลไม้สุกแตกต่างจากสีพื้นหลังของใบไม้ช่วยให้ลิงหาอาหารได้ง่ายขึ้น การบวมแดงบริเวณอวัยวะเพศของลิงเพศเมียช่วยดึงดูดความสนใจจากลิงเพศผู้ หรือการรับรู้สีแดงของเลือดช่วยเตือนภัยให้สัตว์ที่เป็นเหยื่อระมัดระวังตัวจากผู้ล่ามากขึ้น (Snowden *et al*., 2012) ถึงแม้ว่าในสภาพการเลี้ยงดูของมนุษย์ ปศุสัตว์จะมิได้ใช้ความสามารถดังกล่าวอย่างเต็มที่แต่นักวิทยาศาสตร์ได้พยายามประยุกต์ใช้ความสามารถในการมองเห็นสีของสัตว์เพื่อช่วยให้การเลี้ยงสัตว์มีประสิทธิภาพมากขึ้น

สัตว์ในธรรมชาติใช้เวลาส่วนใหญ่ค้นหาและกินอาหาร จึงถือได้ว่าอาหารมีความสำคัญต่อการดำรงชีพของสัตว์มากที่สุด ในความเป็นจริงสัตว์ไม่สามารถทราบได้ว่าอาหารแต่ละชนิดมีคุณค่าทางโภชนะมากน้อยเพียงใด แต่ใช้การจดจำลักษณะปรากฏบางอย่าง เช่น รูปร่าง กลิ่น รวมทั้งสีของอาหารบ่งบอกถึงความน่ากินและความปลอดภัยก่อนที่จะบริโภคอาหารชนิดนั้น (Provenza, 1995) อาทิสัตว์กินพืชพึงพอใจพืชที่มีสีเขียวมากกว่าสีเหลือง โดยเมื่อบริโภคอาหารเข้าไปแล้วระยะหนึ่งหากไม่เกิดผลกระทบในทางลบ สัตว์จะจดจำอาหารชนิดนั้นและในโอกาสต่อ ๆ ไปมันจะเลือกกินอาหารชนิดนั้นอีก แสดงให้เห็นว่าสัตว์สามารถเรียนรู้ที่จะแยกแยะอาหารชนิดต่าง ๆ ได้ ดังนั้นจึงมีความเป็นไปได้ที่จะใช้สีเป็นสิ่งเร้ากระตุ้นให้สัตว์ตอบสนองตามที่ต้องการโดยเชื่อมโยงกับอาหาร ยกตัวอย่าง

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้

Kutlu and Forbs (1993) ฝึกให้ไก่กระทงกินอาหารสีฟ้าและสีแดงที่เสริมวิตามินซี (ascorbic acid) ในอัตรา 200 มิลลิกรัมต่ออาหาร 1 กิโลกรัมพบว่าในช่วงเวลาที่สัตว์เกิดความเครียดจากความร้อน (อุณหภูมิอากาศ 35-37 องศาเซลเซียส) ไก่เลือกกินอาหารที่เสริมวิตามินซีเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ ($P<0.05$) ไก่กระทงที่เลี้ยงในเชิงการค้าประมาณ 1 ใน 4 จะมีขาอ่อนแอทำให้ไก่เกิดความเจ็บปวดในขณะเดิน Danbury *et al*. (2000) จึงฝึกไก่กระทงให้กินอาหารสีฟ้าและสีแดงที่เสริมยาระงับปวด (Carprofen®) พบว่าไก่กระทงที่เจ็บขาเลือกกินอาหารเสริมยาระงับปวดมากกว่าไก่ปกติ ($P<0.01$) และหากอาการเจ็บขารุนแรงขึ้น ไก่กระทงมีแนวโน้มกินอาหารเสริมยาระงับปวดในสัดส่วนที่มากขึ้น

ความพึงพอใจและแรงจูงใจเป็นลักษณะเฉพาะของสัตว์แต่ละตัวในแต่ละสปีชีส์ และสามารถใช้เป็นดัชนีบ่งชี้ถึงระดับสวัสดิภาพของสัตว์ได้ (Fraser, 2008) ดังนั้นงานวิจัยในปศุสัตว์บางส่วนจึงมีวัตถุประสงค์เพื่อทดสอบความพึงพอใจและแรงจูงใจของสัตว์ ยกตัวอย่าง Deligeorgis *et al*. (2006) ศึกษาพฤติกรรมการดื่มน้ำของลูกสุกรแรกคลอด โดยใช้อุปกรณ์ให้น้ำสีต่าง ๆ กัน ได้แก่ แดง เขียวและฟ้า พบว่าลูกสุกรเพศผู้พึงพอใจดื่มน้ำจากอุปกรณ์สีแดง ในขณะที่ลูกสุกรเพศเมียพึงพอใจดื่มน้ำจากอุปกรณ์สีฟ้าหรือ Taylor *et al*. (2003) ศึกษาพฤติกรรมการกระโดดไป-มาระหว่างคอนในแนวนอน (สูง 1.2 เมตร วางเรียงห่างกัน 0.5-1.0 เมตร) ของไก่ไข่อายุ 24 สัปดาห์เลี้ยงในระบบปล่อยอิสระ (free-range) พบว่าภายในโรงเรือนที่มีความเข้มของแสงสว่างต่ำ (<1.5 ลักซ์) จะทำให้ความสามารถในการเคลื่อนที่และการกระโดดไป-มาระหว่างคอนถูกจำกัด นอกจากนี้ยังพบว่าการเตรียมคอนไม้พ่นสีขาวสามารถช่วยให้ไก่มองเห็นคอนได้ดีขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับคอนสีธรรมชาติ (สีเนื้อไม้) และคอนไม้พ่นสีดำสิ่งที่นักวิจัยได้บทเรียนจากทดลองข้างต้นคือหากเปิดโอกาสให้สัตว์ได้เลือกในสิ่งที่มันพึงพอใจ (สีอุปกรณ์ให้น้ำ) หรือมีแรงจูงใจที่จะทำสิ่งนั้น (การเกาะคอน) ถือว่าเป็นการส่งเสริมให้สัตว์มีคุณภาพชีวิตและสวัสดิภาพที่ดีขึ้น ถึงแม้ว่าสัตว์เหล่านี้จะถูกเลี้ยงเป็นอาหารสำหรับมนุษย์ก็ตาม

สรุป

สัตว์ฟาร์มเกือบทุกชนิดมีความสามารถในการแยกแยะสีเช่นเดียวกับคนตาบอดเอกรงค์ ยกเว้นสัตว์ปีก โดยนอกจากสัตว์ปีกจะสามารถมองเห็นสีได้ดีเช่นเดียวกับมนุษย์แล้ว ยังสามารถรับรู้รังสีอัลตราไวโอเลตได้ด้วย

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบพระคุณ ศาสตราจารย์ Gerald H. Jacobs มหาวิทยาลัยแคลิฟอร์เนีย สหรัฐอเมริกาที่ให้ความอนุเคราะห์บทความวิจัยเกี่ยวกับการมองเห็นสีของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม และอนุญาตให้ใช้ภาพต้นฉบับสำหรับภาพวาดประกอบบทความ

เอกสารอ้างอิง

พิพัฒน์ สมภาร ประพัฒน์ ตั้งภูมิระพีวงศ์ และ สุพรชัย ฟ้ารี. 2556. การรับรู้สีในแม่กระบือปลัก. ว. วิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ 21 : 343-349.

Amann, B., S. Hirmer, S.M. Hauck, E. Kremmer, M. Ueffing and C.A. Deeg. 2012. True blue : S-opsin is widely expressed in different animal species. J. Anim. Physiol. Anim. Nutri. DOI : 10.1111/jpn. 12016 : 1-11.

Andersson, S. and T. Amundsen. 1997. Ultraviolet colour vision and ornamentation in blue throats. Proc. R. Soc. Lond. B 264 : 1587-1591.

Bowmaker, J. K., L.A. Heath, S.E. Wilkie and D.M. Hunt. 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retina of birds. Vision Res. 37 : 2183–2194.

Danbury, T.C., C.A. Weeks, J.P. Chambers, A.E. Watermann-Pearson and S.C. Kestin. 2000. Self-selection of the analgesic drug carprofen by lame broiler chickens. Vet. Rec. 146 : 307-311.

Deeb, S.S. 2005. The molecular basis of variation in human color vision.Clin.Genet.67 : 369-377.

Deligeorgis, S.G., K. Karalis and G. Kanzouros. 2006. The influence of drinker location and colour on drinking behaviour and water intake of newborn pigs under hot environments. Appl. Anim. Behav. Sci. 96 : 233-244.

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้

Fraser, D. 2008. Understanding Animal Welfare: the Science in its cultural context. Markone Print Media Pte Ltd., Singapore. 324 p.

Hart, N.S. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. Prog.Retin. Eye Res. 20 : 675-703.

Herring, P.J. 1996. Light, colour and vision in the ocean, pp. 212-227. In Summerhayes, C.P. and Thorpe, S.A. Oceanography: an Illustrated Guide. Manson, London.

Hunt,D.M., L.S. Carvalho, J.A. Cowing and W.L. Davies. 2009. Evolution and spectral tuning of visual pigments in birds and mammals. Phil. Trans. R. Soc. B 364 : 2941–2955.

Jacobs, G.H., J.F. Deegan and J. Neitz. 1998. Photopigment basis for dichromatic color vision in cows, goats, and Sheep. Visual Neurosci.15 : 581-584.

Jacobs, G. H., J.F. Deegan., J. Neitz, M.A. Crognale, and M. Neitz. 1993. Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, Aotus. Vision Research 33 : 1773–1783.

Jane, S.D. and J.K. Bowmaker. 1988. Tetrachromatic colour vision in the duck (*Anasplatyrhynchos* L.): microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. J. Comp. Physiol. A 162 : 225-235.

Kelber, A., M. Vorobyev and D. Osorio. 2003. Animal colour vision :behavioural tests and physiological Concepts. Biol. Rev. 78 : 81-118.

Kutlu, H.R. and J.M. Forbes. 1993. Self-selection of ascorbic acid in coloured foods by heat-stressed broiler Chicks. Physiol&Behav.53 : 103-110.

Melin, A.D., L.M. Fedigan, C. Hiramatsu and S. Kawamura. 2008. Polymorphic color vision in white-faced capuchins (*Cebuscapucinus*): is there foraging niche divergence among phenotypes?. Behav. Ecol. Sociobiol. 62:659–670.

Neitz, J., T. Geist and G.H. Jacobs.1989. Color vision in the dog. Visual Neurosci.3 :119-125.

Phillips, C.J.C. and C.A. Lomas. 2001. The perception of color by cattle and its influence on behavior. J. Dairy Sci. 84 : 807-813.

Provenza, F. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. J. Range Manage. 48 : 2-17.

Rosenberg, N.J., B.L. Blad and S.B. Verma. 1983. Microclimate: the Biological Environment. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York. 495 p.

Saito, A., A. Mikami, T. Hasegawa, K. Koida, K. Terao, S. Koike, A. Onishi, O. Takenaka, M. Teramoto and Y. Mori. 2003. Behavioral evidence of color vision deficiency in a protanomalia chimpanzee (*Pan troglodytes*). Primates 44: 171-176.

Snowden, R., P. Thompson and T. Troscianko. 2012. Basic Vision: an Introduction to Visual Perception. Oxford University Press, Oxford. 400 p.

Tanida, H., K. Senda, S. Suzuki, T. Tanaka and T. Yoshimoto.1991. Color discrimination in weanling pigs.Anim. Sci. Technol. (Jpn.) 62 : 1029-1034.

Taylor, P.E., G.B. Scott and P. Rose.2003. The ability of domestic hens to jump between horizontal perches: effects of light intensity and perch colour.Appl. Anim. Behav. Sci. 83 : 99-108.

Yokoyama, D. 2002. Molecular evolution of color vision in vertebrates. Gene 300 : 69-78.

เอกสารนี้เป็นเอกสารที่สงวนไว้สำหรับการใช้งานเพื่อการศึกษาเท่านั้น ไม่อนุญาตให้นำไปใช้ประโยชน์ด้านการค้า ไม่ว่ากรณีใดๆ ทั้งสิ้น อีกทั้งห้ามมิให้ดัดแปลงเนื้อหา และต้องอ้างอิงถึงเจ้าของเอกสารทุกครั้งที่มีการนำไปใช้